©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Größen- und Formvariation der Planktoncopepoden

Von

Prof. Adolf Steuer (Innsbruck)

korr. Mitglied d. Akad. d. Wiss.

(Mit 6 Textfiguren)

Vorgelegt in der Sitzung am 15. Jänner 1931

C. L. Herrick glaubte (1883) bei amerikanischen Cyclopiden gefunden zu haben, daß sie »geschlechtsreif werden und Eier hervorbringen können, lange bevor sie ihre endgültige Gestalt erreicht hätten; daher seien geschlechtsreife Larven irrtümlich als besondere Spezies beschrieben worden«. Die Erscheinung nannte er Heterogenesis.[1] Ähnliches glaubte E. F. Byrnes (1903) bei Cyclopiden von Long Island gefunden zu haben, doch sind ihre Zuchtversuche ganz unzulänglich, wie sie (p. 158, Anmerkung) selbst zugibt. Spandl (1926) spricht von »Hemmungserscheinungen« bei Cyclopiden, »deren Schwimmbeine sich noch immer im letzten Copepoditstadium befinden.. Wir haben es hier offenbar schon mit einem geschlechtsreif gewordenen Copepodit zu tun. Es ist in diesem Falle wohl die Geschlechtsreife eingetreten, doch ist die Weiterentwicklung ausgeblieben«, und in der Tat denkt Spandl (1922) so wie auch Byrnes an Pädogenese. Ganz anders urteilt Lowndes (1929), der sich auf sorgfältige Zuchtversuche stützen kann: »Es ist mehrfach behauptet worden, daß das Vorhandensein von Eiersäckchen bei den Weibchen kein wirkliches Anzeichen dafür sei, daß sie ihren endgültigen morphologischen Zustand erreicht haben. Das ist ganz bestimmt nicht der Fall Sexuelle Reife ist ein Zeichen, daß das Tier auch seine morphologische Reife erreicht hat.«

Nun konnte im selben Jahre Gurney (1929) zeigen, daß Messungen an Diaptomiden aus einem und demselben See für beide Geschlechter zweigipfelige Größenkurven ergeben. Die kleinen Individuen von *Diaptomus laticeps* Sars hatten ein »unreifes Aussehen«, doch waren mindestens einige der kleinen Weibchen geschlechtsreif. Gurney stellt sich vor, »daß eine Anzahl der kleineren reifen Individuen sich häutet, um zur größeren Form zu werden«, und zwar bezeichnet er diese beiden Reifestadien als Stadium VI

[1] Dieser Terminus technicus, den man in den gebräuchlichen zoologischen Wörterbüchern vergeblich sucht, ist in anderem Sinne schon vor Herrick gebraucht worden. Als Gegensatz zu Homogenesis (daß Gleiches Gleiches erzeugt) bezeichnete er ursprünglich die alte Lehre, daß Nachkommen eines Organismus von diesem durchaus verschieden sein können. S. Korschinsky verstand darunter die Erscheinung, die uns jetzt unter dem Namen Mutation geläufig ist (vgl. de Vries, 1901, I, p. 50).

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

und Stadium VII. Da nun bekanntlich bei Copepoden allgemein im VI. Copepodidstadium die Reife erlangt wird, scheint Gurney anzunehmen, daß dieses sich nochmals zu einem überzähligen VII. Stadium häutet, und wenn es sich in diesem weiter fortpflanzt, hätten wir vielleicht eine Art von Dissogonie vor uns. Gurney spricht einfach von einem »Dimorphismus« der beiden Geschlechter, der schließlich zur Entstehung von distinkten Rassen führen kann; das ist der Fall bei *Diaptomus gracilis* Sars in einem und demselben (großen) See, dem Loch Ness, wo die kleine Rasse die normale Planktonform darstellt, während die große eine Uferform ist, die in Gesellschaft der kleinen Rasse im Uferplankton vorkommt.

Eine andere Gruppe von Autoren studierte die temporale Größenvariation bei Süßwassercopepoden, die in einigen Fällen mit kleinen morphologischen Veränderungen parallel gehen kann. Fast ausnahmslos werden in der kühleren Jahreszeit größere Individuen gefunden als im Sommer. Nur in größerer Höhe tritt eine Verschiebung der Lebensentfaltung ein (Rzóska, 1927).

Wie verhalten sich nun die marinen Planktoncopepoden? Zusammenfassende Darstellungen, so die von Brehm (1926—1927) und Pesta (1927) wissen nur von sechs Copepodidstadien zu berichten, von denen das letzte nach Giesbrecht (1913) als — »Stadium der Geschlechtsreife sich nicht mehr häutet.«[1]

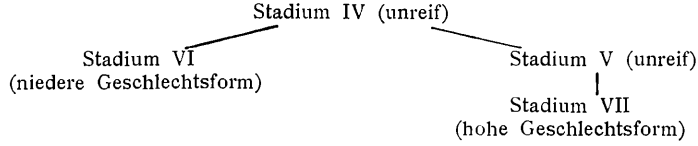
Daß auch marine Planktoncopepoden in der Größe ungewöhnlich stark variieren können, ist schon lange bekannt. Mrázek (1902) macht z. B. auf die bedeutenden Größenunterschiede bei *Calanus finmarchicus* (Gunn.) aufmerksam, den er »ein vorzügliches Objekt für variationsstatistische Untersuchungen« nennt, und er wirft die Frage auf, ob die Art nicht etwa »in besondere selbständige Formenkreise zerfällt.« Gran (1902) war wohl der erste, der durch Messungen die Anzahl der Entwicklungsstadien von diesem Copepoden festzustellen trachtete. Derartige Messungen sind später u. a. ausgeführt worden von Adler und Jespersen (1920), Busch (1921), Russell (1928), Ruud (1929), Sømme (1929) und Störmer (1929). Es zeigte sich, daß in der Hauptsache im warmen (Sommer-)Wasser und in niederen Breiten die Körperlänge abnimmt: »Die Durchschnittsgröße der Copepoden ist der Wassertemperatur verkehrt proportional« sagen Adler und Jespersen (1920). Die marinen Copepoden verhalten sich also im Prinzip gleich wie die Süßwasserformen. Auch dimorphe Geschlechtsformen sind hier wie dort beschrieben worden.

Sewell (1912) dürfte der erste gewesen sein, der durch Messung der Entwicklungsstadien indischer Copepoden zur Ansicht

---

[1] W. Busch (1921) findet, daß bei Copepoden der Kieler Förde z. B. *Oithona similis* Claus auf das VI. Copepodidstadium erst ein Reifestadium folgt. Gerade bei dieser Gattung hat bald darauf Murphy (1923) durch Züchtung festgestellt, daß das VI. schon das Reifestadium ist.

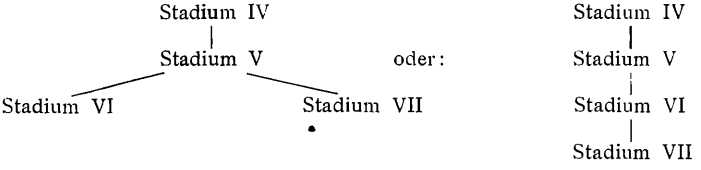
geführt wurde, es könne unter gewissen veränderten äußeren Bedingungen bei beiden Geschlechtern zur Ausbildung eines Dimorphismus kommen, so daß man sie für Vertreter zweier verschiedener Arten halten könnte, und zwar werden die beiden Endstadien als »niedere« und »hohe« Geschlechtsform unterschieden; es wird außerdem angenommen, daß ein Copepodidstadium übersprungen werden könne nach folgendem (von Gurney 1929 abgeändertem) Schema:



Gurney hält es indessen für wahrscheinlicher, daß (von Ausnahmsfällen abgesehen) alle Larven das Stadium V durchlaufen, und nun könnten entweder

a) besonders kräftige Individuen dieses Stadiums das folgende Stadium VI überspringend mit einem größeren Wachstumsfaktor[1] sich zur hohen Geschlechtsform häuten, oder

b) die hohe Form (= Stadium VII) könnte auch durch Häutung aus der niederen Form (= Stadium VI) hervorgehen nach folgenden Schemen:



Nachdem inzwischen auch noch Busch (1921) bei seinen Copepoden der Kieler Förde eine Frühreife infolge abgekürzter Entwicklung beobachtet zu haben glaubte, gibt Sewell in seiner letzten Publikation (1929) das auf p. 4 folgende komplizierte Entwicklungsschema, das zu dem fraglichen Dimorphismus führen soll.

Ein Vergleich mit der früher von Sewell (1912) in Gurney's Fassung (1929) gegebenen Übersicht zeigt folgenden wesentlichen Unterschied: Gurney hält die beiden adulten Geschlechtsformen für Stadium VI und VII, während Sewell diese als Stadium V und VI ansieht. Sewell kommt also bei seinem Schema mit der bisher sichergestellten Zahl von 6 Copepodidstadien aus. Sewell ist auch heute noch (1929, p. 7, Anmerkung) überzeugt von dem Wert des »Brooks'schen Gesetzes«[2] trotz Gurney's Kritik (1928),

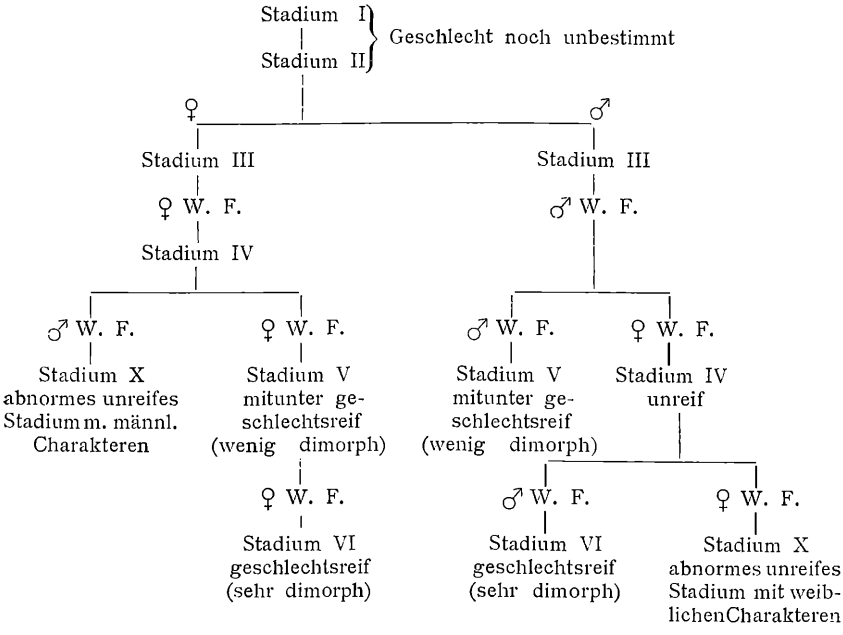
---

[1] Der Wachstumfaktor (W. F. im folgenden) wird berechnet, indem man die mittlere Größe eines Stadiums durch die des vorhergehenden Stadiums dividiert.

[2] Besser: Regel (vgl. Ramner 1930, p. 111, Anmerkung).

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

daß es so, wie es von Fowler (1909)[1] aufgestellt wurde, nicht weiter beibehalten werden kann. Das sogenannte Brooks'sche Gesetz lautet in der Fowler'schen Fassung: »Während seines jugendlichen Wachstums nimmt jedes Stadium bei jeder Häutung um einen bestimmten Prozentsatz seiner Länge zu, der ungefähr für Art und Geschlecht konstant ist.« Brooks wurde auf diese scheinbare Gesetzmäßigkeit beim Studium von Stomatopodenlarven aufmerksam (1886, p. 105). Es ist nun sehr bezeichnend, daß der gewissenhafte Giesbrecht in seiner vorzüglichen Stomatopoden-Monographie (1910) wohl genügend ausführlich über Brooks' Arbeit



berichtet und (p. 156) gerade auch über jene Stomatopodenlarve (*Erichthus minutus*), an der Brooks seine Entdeckung gemacht hatte, die Entdeckung selbst aber mit keinem Worte erwähnt — wohl kaum, weil er sie übersehen, sondern weil ihm dieser Befund nicht wichtig genug schien. Dafür sagt Giesbrecht (p. 156) ausdrücklich zu den Brooks geglückten Zuchten, sie seien »die einzige völlig sichere Grundlage für die Feststellung der Larvengeschichte«. Und in dem Abschnitt über das Wachstum der Larven wird (p. 231) wohlweislich nicht nur vom Längenwachstum, sondern auch von der »Volumenzunahme« gesprochen. Ebenso findet Gurney (1929, p. 193): .bloße Messungen können zu keinen sicheren Schlüssen

[1] Fowler arbeitete mit Ostrakoden, und Skogsberg (1920) vermutet (nach Ref. Int. Rev. Hydrob. 10, 1922, p. 532), daß Fowler »teilweise unreines Material vor sich gehabt hat.«

führen. Man muß bedenken, daß in diesem Stadium sich die allgemeine Körperform ändert und daher Längenmaße allein nicht unbedingt ein getreues Bild des Wachstums geben. Das Resultat wäre ein anderes, wenn es möglich wäre, das Körpervolumen zu messen.« Zum gleichen Ergebnis kommt schließlich auch Ramner (1930, p. 127): »Das Brooks'sche Gesetz ist auf ein Linearmaß gegründet, es ist eindimensional. Ein eindimensionales Maß kann jedoch bei dem (den) dreidimensional erfolgenden Wachstumsvorgängen nur in seltenen Ausnahmsfällen etwas aussagen.« Den Wachstumsfaktor findet Gurney (1928) nicht konstant, sondern variabel, »nicht nur von einem Stadium zum anderen, sondern auch zwischen den einzelnen Individuen, so daß kein definitives Wachstumsgesetz aufgestellt werden kann.« Ja Sewell muß selbst (1929, p. 9) bezüglich der Konstanz des Wachstumsfaktors eine Einschränkung machen, »indem der Wachstumsfaktor variieren dürfte nicht nur mit Geschlecht und Art, sondern auch mit der Umgebung, und daß bei jeder einzelnen Spezies der Wachstumsfaktor bei günstigen örtlichen Bedingungen größer sein dürfte und kleiner im umgekehrten Fall.« Tatsächlich spielen besondere »örtliche Bedingungen« bei der Entstehung dimorpher Formen eine große Rolle. Nach Sewell (1929, p. 8) sollen sie nur bei Arten der indischen Küstenregion, besonders an Flußmündungen und im Brackwasser vorkommen, und Labbé kam beim Studium der Salinenfauna von Croissic zu seinen viel kritisierten (Gurney, 1927, Brehm, 1928) Anschauungen über »Alloiogenese«. Labbé scheint (1929 und früher) unter seiner »neotenischen Allelogenese« eine »gelegentliche Verlängerung der Ontogenese« zu verstehen in dem Sinne, daß sich z. B. *Paracartia grani* Sars als VI. Copepodidstadium über *Acartia* (*Acartiura*) *clausi* Giesbr. hinaus entwickeln kann, die schon im V. Copepodidstadium geschlechtsreif werden soll. Labbé weiß nicht, daß z. B. die nächst verwandte *A. longiremis* (Lillj.) vollkommen normal im VI. Copepodidstadium geschlechtsreif wird (Oberg, 1905, p. 62) und daß wir somit auch über die Entwicklung der Gattung *Acartia* gar nicht so schlecht unterrichtet sind, wie er (p. 591) vermutet. Den Höhepunkt hat diese ganze Richtung aber wohl in der Behauptung erreicht, in den genannten französischen Salinen und in Zuchten sei die Weiterentwicklung eines Harpacticiden über acht Stufen bis zu einem Cyclopiden beobachtet worden (vgl. Gurney, 1927)!

Wenn wir nun versuchen, aus dem ganzen, recht kompliziert gewordenen Fragenkomplex das wirklich Beobachtete aus dem bestenfalls aus Messungen Erschlossenen herauszuschälen, so bleibt als Ergebnis einer fast 50jährigen Tätigkeit eigentlich nur die Erkenntnis, daß die freilebenden Copepoden viel mehr variieren, auf Milieuänderungen viel feiner reagieren, als man früher gemeint hatte. Es ist sehr bezeichnend, daß Giesbrecht und Schmeil (1898) unter den aufgezählten zirka 370 *Gymnoplea*-Arten nur drei Varietäten (von *Eurytemora* und *Acartia*) bestehen lassen, daß

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Giesbrecht sogar von ihm selbst beschriebene »gute« Varietäten streicht, während Kiefer (1929) unter den gegen 200 Arten der *Cyclopoida Gnathostoma* schon 15 Unterarten namhaft macht. Und diese Zahl wird sich sicher, wie Lowndes' (1929) Experimente vermuten lassen, bald vergrößern, da auch hier die Variabilität einzelner Arten (z. B. von *Cyclops vernalis* Fischer) bedeutender ist, als man bisher geglaubt hatte. Unter den über 100 Planktoncopepoden des Aru-Archipels werden von Früchtl (1924) 9 Varietäten und fünf formae aufgezählt.

Auch Sewell (1929) sieht sich veranlaßt, mehrere Arten unterzuteilen, und zwar werden 5 Arten in je eine forma *major* und *minor* zerlegt.[1] Derartige Größenunterschiede hatte ich schon vor Jahren (1925) bei *Pleuromamma gracilis* (Claus) gefunden und nachweisen können, daß z. B. im Benguelastrom drei Größenrassen übereinander geschichtet schweben: eine Zwergrasse in den obersten, eine Mittelrasse in den mittleren und eine Riesenrasse in den tieferen Wasserschichten von etwa 600 *m*.[2]

Gurney (1929) wirft nun die Frage auf, ob Ähnliches nicht auch bei den von Sewell (1912) untersuchten Copepoden, im besonderen bei *Labidocera euchaeta* Giesbr. angenommen werden könne. »Aber in diesem Falle müßten sich die Rassenunterschiede auch in früheren Stadien zeigen, und das scheint nach den von Sewell gegebenen Darstellungen nicht der Fall zu sein. Im ganzen erscheint es unwahrscheinlich und besonders bei den Süßwassercopepoden, daß die Tatsachen sich auf diese Weise erklären lassen.«

Dazu ist folgendes zu bemerken: Die Größenunterschiede können sich wohl erst an den älteren Copepodidstadien bemerkbar

---

[1] Die sonst sehr verdienstvolle Arbeit Sewell's zeigt einige Unklarheiten und Mängel: So wird z. B. *Undinula vulgaris* (Dana) in drei Varietäten (p. 31) und gleichzeitig (p. 37) in zwei formae zerlegt, und es wird verschwiegen, in welche dieser Kategorien eigentlich die gemessenen Individuen von Station 555 und 614 gehören. *Undinula darwinii* (Lubbock) wird in eine forma und zwei Varietäten zerlegt. Die Längenmaße werden vielfach ohne Bezeichnung des Geschlechts angegeben. Ferner fehlt [wie übrigens auch in Th. Scott's (1912) Bearbeitung der Entomostraken der schottischen antarktischen Expedition und in den von Ostenfeld und Wesenberg-Lund (1909) herausgegebenen Planktonkatalogen des Cons. perm. intern.] ein Verzeichnis der genauen Positionen der Fangstationen oder eine Kartenskizze mit den eingezeichneten Stationen. Man ersieht daraus, wie wenig Wert noch ganz allgemein auf eine genauere Kenntnis der geographischen Verbreitung gelegt wird. Gerade in Sewell's Arbeit wäre es sehr erwünscht, die Örtlichkeiten genauer kennen zu lernen, von denen die dimorphen Arten stammen. Schließlich finde ich noch fehlerhafte Zitate: So wird von den p. 4 genannten (ins Literaturverzeichnis nicht aufgenommenen) Adler und Jespersen (nicht: Jesperson und Adler) *Clausocalanus arcuicornis* (Dana) gar nicht genannt, sondern es wird ausführlich die Lokal- und Größenvariation von *Pseudocalanus elongatus* (Boeck), besprochen. Die Größenvariation von beiden Arten wird dagegen von Früchtl (1923) aus der Adria beschrieben, auf den sich auch der von Sewell zitierte Farran (1926, p. 237) bezieht.

[2] Farran (1929) hat, wie ich glaube zu Unrecht, die Mittelrasse als besondere Art *Pl. Piseki* beschrieben. Die drei Rassen mögen genannt werden: forma *minima*, forma *piseki* und forma *maxima*.

machen und nicht schon an den jüngsten, an denen ja auch das Geschlecht sich noch nicht feststellen läßt. An dem von Sewell (1912, p. 320) gegebenen Diagramm der 153 gemessenen Weibchen von *Labidocera euchaeta* Giesbr. in den Stadien I bis V (nach der älteren Bezeichnung) läßt sich an Stadium III bereits die Zweigipfeligkeit der Kurve erkennen. Dies tritt noch deutlicher an der Fig. 10, *Undinula vulgaris* (Dana) betreffend, in Erscheinung, wo Sewell (1929, p. 41) selbst die beiden Größenstufen dieser Copepodidstadien als Stage V (*a*) und Stage V (*b*), die beiden erwachsenen aber als Stage VI (*a*) und Stage VI (*b*) unterscheidet. Dieses Diagramm von *Undinula vulgaris* (Dana) aus dem Hafen von Nankauri (Nikobaren) ist aber noch in anderer Hinsicht sehr lehrreich. Während, wie wir (p. 3) gesehen, die beiden dimorphen Reifestadien bei Gurney (1929) den Copepodidstadien VI und VII, bei Sewell (1929, p. 7) den Stadien V und VI entsprechen sollen, erscheint hier bei *Undinula vulgaris* (Dana) in derselben Arbeit, nur einige Seiten später, eine dritte Deutung: ein und dasselbe Reifestadium VI (Imago) ist nun dimorph geworden und dieser Dimorphismus läßt sich bis ins vorhergehende Stadium V zurückverfolgen. Nach meiner Deutung lagen Sewell von dieser Art drei Populationen von drei verschiedenen Größenstufen vor: die Tiere von Station 555 waren die größten, der Fang von Station 614 (Nankauri) enthielt, auch wenn er »in the same locality and at the same time« (p. 6) ausgeführt worden sein mag, doch Individuen zweier verschiedener Populationen, wie das ja gerade in Fängen aus Küstennähe (Mischwasser!) oft genug vorkommt, wo sich autochthones (= endo- oder autogenetisches) mit allogenetischem Plankton mischen kann. Und was den Hinweis Gurney's auf die Süßwassercopepoden anbelangt, so zeigen gerade die zwei von Gurney genannten Süßwasserrassen von *Diaptomus gracilis* Sars im Loch Ness, daß es auch im Süßwasser zu derartigen Spaltungen einer Art kommen kann.

Pleuromamma gracilis (Claus) ist nicht die einzige Art der Gattung, die sich in Rassen aufspaltet. Ich konnte Ähnliches noch bei den folgenden drei Arten feststellen.[1]

Bei der seltensten Art *Pl. quadrungulata* (Dahl) variiert neben der Körpergröße die Bewehrung der ersten Antenne. Es hat sich von der forma *typica*, einer relativ kleinen Warmwasserform, an der Südgrenze des Verbreitungsgebietes eine größere forma *psychrophila* abgespalten, bei der der Haken am 4. Antennenglied (*Aa* 4) rückgebildet ist (Fig. 1).

Bei einer zweiten Art *Pl. robusta* (Dahl) läßt schon die Breite der Größenkurve (Fig. 2) vermuten, daß die Art in recht verschieden temperiertem Wasser zu leben vermag, und der Nebengipfel auf der Plusseite läßt auf eine distinkte Kaltwasserrasse schließen. Tatsächlich hat sich auch bei dieser Art von einer kleinen, relativ stark behaarten forma *typica* des warmen und temperierten Wassers eine

[1] Eine ausführliche Beschreibung soll an anderer Stelle erfolgen.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

große forma *antarctica* abgespalten; sie ist spärlich behaart und den Grundgliedern der ersten weiblichen Antenne fehlt der Zackenschmuck oder er ist nur angedeutet. Das Verbreitungsgebiet dieser in größeren Tiefen lebenden antarktischen Rasse scheint von der 1°-Isotherme begrenzt zu sein.

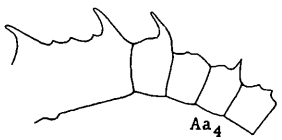


Fig. 1.
Pleuromamma quadrungulata (Dahl) forma *psychrophila* ♀. Basis der linken Antenne.
Vald. Exped. Westwindtrift.
St. 120 $\frac{1000\,m}{1500\,m}$

Am interessantesten ist wohl die Rassenbildung der dritten Art *Pl. abdominalis* (Lubb.). Diese zerfällt in folgende Rassen:

a) Als *forma typica* fasse ich die relativ größten Individuen zusammen (♂ 2·66 bis 4·36, ♀ 2·68 bis 4·30 *mm*); die ♂♂ haben

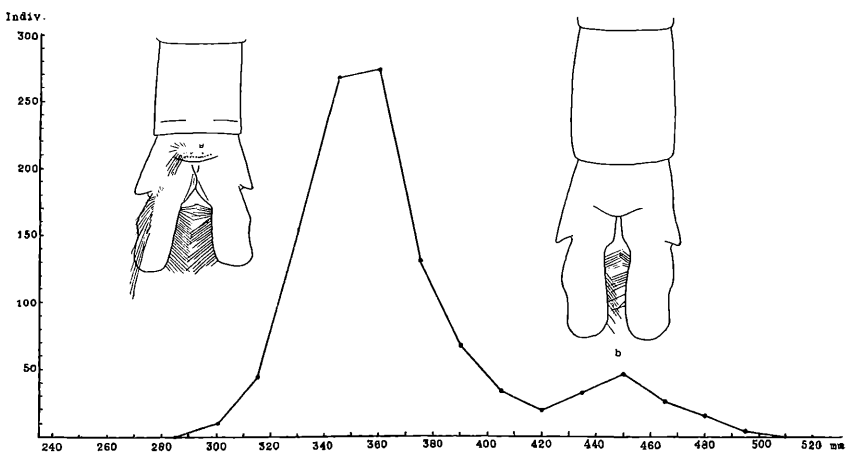


Fig. 2.
Größenkurve von *Pleuromamma robusta* (Dahl) ♀ aus dem Atlantik und Indik.
a) f. *typica*,
b) f. *antarctica*.

ein stark asymmetrisches Abdomen, die ♀♀ an der Antennenbasis zwei gut entwickelte Zacken.

b) Forma *edentata* mögen kleinere ♀♀ (2·53 bis 3·57 *mm*) genannt sein, bei denen die Antennenzacken nur angedeutet sind oder fehlen. Die Tiere ähneln dann *Pl. indica* Wolfenden.

c) Forma *abyssalis*; sie wurde bisher nur im männlichen Geschlecht gefunden und schon 1892 von Giesbrecht als besondere Tiefseevarietät beschrieben, deren Abdomen »fast symmetrisch gebaut« ist. Auch diese *Abyssalis*-Männchen sind relativ klein (2·49 bis 3·62 *mm*). Die allerkleinsten aus dem warmen Indik könnte man ferner nach gewissen Besonderheiten der Greifantenne (Stachel von *Aa* 19∩21 kurz, Zacke von *Aa* 17 hoch, nach vorn gerichtet) als Subforma *thermophila* einer Subforma *hypothermophila*

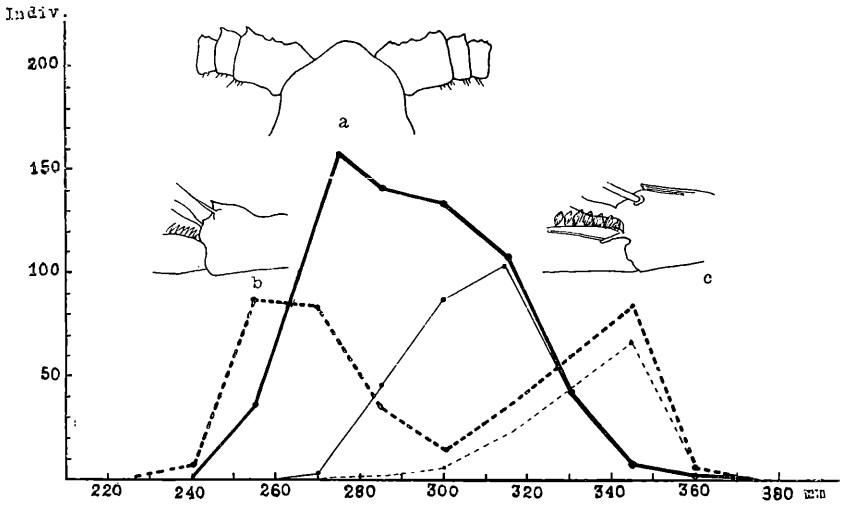


Fig. 3.

Größenkurven von *Pleuromamma abdominalis* (Lubb.)
——— f. *edentata*. Gesamtkurve atlantischer und indischer ♀
——————— f. *edentata*. Sonderkurve der atlantischen ♀
- - - - - - - - f. *abyssalis*. Gesamtkurve atlantischer und indischer ♂
f. *abyssalis*. Sonderkurve der atlantischen ♂

a) f. *edentata* ♀ Kopf mit Antennenbasis
b) f. *abyssalis* subforma *thermophila* ♂. Zacke von *Aa* 17
c) f. *abyssalis* subforma *hypothermophila* ♂. Zacke von *Aa* 17.

aus dem lauen Wasser hauptsächlich des Südatlantik gegenüberstellen, für die der lange Stachel von *Aa* 19∩21 charakteristisch ist, sowie eine niedrige Zacke von *Aa* 17 (Fig. 3).

Ob die nur im männlichen Geschlecht bekannte forma *abyssalis* und die nur nach weiblichen Tieren aufgestellte forma *edentata* zusammengehören, wird sich erst entscheiden lassen, wenn durch weitere Funde festgestellt ist, ob beide in ungefähr denselben Wasserschichten leben und dieselbe horizontale Verbreitung zeigen.

Die forma *edentata* scheint mehr Oberflächenform zu sein. Es fällt ferner auf, daß von den Tieren der Valdiviaexpedition die Größenkurve der *Edentata*-Weibchen eingipfelig, die der *Abyssalis*-Männchen deutlich zweigipfelig ist. Bei beiden Formae sind an der

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Plusseite die atlantischen, an der Minusseite die indischen Tiere in den Kurven verzeichnet. Die Kleinheit der indischen Formen ist eine ganz allgemeine Erscheinung bei Planktoncopepoden-Arten, die im Indopazifik und Atlantik vorkommen. Nun führt Sewell z. B. unter jenen zehn Copepodenarten, bei denen bisher verschiedene Größengruppen n. b. »an derselben Lokalität und unter denselben Salzgehalt- und Temperaturverhältnissen« gefunden wurden, auch *Rhincalanus nasutus* Giesbr. an (p. 5) — leider ohne nähere Erklärung. P. 59 erfahren wir nur, daß die Exemplare vom Faroe-Canal größer sind als die indischen.[1]

Die Gattung *Rhincalanus* umfaßt nach Schmaus (1916) folgende Arten: neben dem schon genannten *Rh. nasutus* Giesbr. den antarktischen *Rh. gigas* Brady, sowie *Rh. cornutus* (Dana), der in eine forma *typica* und eine forma *atlantica* zerfällt. Auch Entwicklungsstadien sind von Schmaus genauer untersucht worden, und aus den für die einzelnen Stadien gefundenen Maßen läßt sich der Wachstumsfaktor berechnen.[2]

Dieser nimmt im allgemeinen[3] nach dem Reifestadium in der üblichen Weise ab. Auffallend ist, daß die reifen Männchen von beiden formae des *Rh. cornutus* scheinbar kleiner als im vorhergehenden letzten (V.) Copepodidstadium sind — ihr Wachstumsfaktor wäre also mit einem Minuszeichen zu versehen. Nach den (nicht veröffentlichten) Aufzeichnungen von Schmaus ist indessen diese Verkleinerung nur eine scheinbare, indem sich nämlich im letzten Häutungsstadium der Rücken der jungen Männchen zu krümmen beginnt, und damit soll sich die Kopfspitze etwas nach der Ventralseite neigen. Eine Entscheidung könnten hier nur Messungen des Körpervolumens bringen, wie sie an Planktoncopepoden und ihren Entwicklungsstadien zuerst Lohmann (1908, p. 198, Tab. *B*) vorgenommen hat. Schmaus hat das Volumen erwachsener *Rhincalanus*-Arten (zu anderen Zwecken) festgestellt; das Volumen von einem *Rh. gigas*-Weibchen beträgt annähernd 0·02 mm^3 und entspricht ungefähr dem von 6 *Rh. nasutus* und 18 *Rh. cornutus*.

---

[1] Dabei wird nicht einmal gesagt, auf welches Geschlecht sich die Größenangaben beziehen. Die Stellung des *Rh. gigas* Brady hat Schmaus schon 1916 entschieden, was Sewell (1929) und Farran (1929) ebenso entgangen ist wie die Arbeit von Schmaus und Lehnhofer (1927). Farran hält daher irrtümlich *Rh. nasutus* Giesbr. noch für eine »kleine Varietät von *Rh. gigas*« und »*Rh. grandis* für eine stattlichere und etwas größere Form derselben Art«.

[2] Allerdings sind die Planktonfänge der Valdivia-Expedition nicht einheitlich fixiert worden. Aber nach den (nicht veröffentlichten) Untersuchungen von Schmaus sind die dadurch bedingten Veränderungen der einzelnen Fänge (z. B. bei Fixierung mit Chr. Osm. Essigs. und Subl. Alk.) nicht sehr bedeutend und können vernachlässigt werden.

[3] Bei *Rh. nasutus* ist er für Stadium IV zu klein, da zu wenig Tiere vorlagen. Bei Verwendung des Meteormaterials erhalte ich folgende Maße: Stadium III: 2·3 bis 2·52 *mm*, Stadium IV ♂: 2·85 bis 3·02 *mm*, Stadium IV ♀ 2·90 bis 3·29 *mm*. Die Maße ergeben dann einen normal großen W. F. Für Stadium VI ♀ ist er auffallend groß.

Die Gattung *Rhincalanus* ist geradezu ein Musterbeispiel, wenn gezeigt werden soll, wie sich die Arten einer Gattung ihrer Größe entsprechend in durchaus gesetzmäßiger Weise im Weltmeer ausgebreitet haben.

Die größte Art *Rh. gigas* Brady (♂: 6·8 bis 8·5, ♀: 7 bis 9·5 *mm*) ist eine antarktische Kaltwasserform, die mittelgroße Art *Rh. nasutus* Giesbr. (♂: 3·72 bis 4·25, ♀ 3·73 bis 6·06 *mm*) hat das weiteste Verbreitungsgebiet in allen Ozeanen, ist aber am häufigsten im kühleren Wasser der gemäßigten Zone, so im Nordatlantik, während im Südatlantik der nannoplanktonreichere Ostrand bevorzugt wird (Steuer, 1931). Die kleinste Art *Rh. cornutus* Dana ist eine atlantisch-indopazifische Warmwasserform mit einem Wohngebiet von etwa 40° N bis 40° S. Sie erscheint nach Schmaus (1916) in zwei geographische Rassen geschieden, eine (bezeichnenderweise) größere atlantische forma *atlantica* (♂: 2·55 bis 2·79[1]) ♀: 3·06[1] bis 3·87 *mm*) und eine kleinere indopazifische forma *typica* (♂: 2·41 bis 2·86, ♀ 3·0 bis 3·8 *mm*). Beide sind, abgesehen von den Unterschieden in der relativen Körpergröße nur im weiblichen Geschlecht an der Form des 5. Fußes zu unterscheiden.[2]

Würden, was ja nach Schmaus und Lehnhofer (1927, Fig. 22) im südafrikanischen Mischgebiet möglich wäre, beide formae in einem Fang gefunden, so könnten die erwachsenen Tiere als zwei Reifestadien im Sinne von Sewell und Gurney gedeutet werden. Eine solche Deutung schließt natürlich hier schon die verschiedene geographische Verbreitung beider formae aus. Die Entwicklung verläuft bei beiden vollkommen normal, es wird kein Copepodidstadium übersprungen und bei beiden entspricht das Reifestadium dem VI. Copepodidstadium. Es wird auch kaum möglich sein, an der kleineren forma *typica* infantile Züge nachzuweisen. Eher wird man sie als Stammform der größeren forma *atlantica* auffassen können. Merkwürdig bleibt nur, daß sich der männliche 5. Fuß bei beiden formae aus verschiedenen Anlagen konvergent entwickelt haben soll.

In den Größenverhältnissen beider Geschlechter zu einander stellen sich die beiden formae von *Rh. cornutus* insofern in einen Gegensatz zu *Rh. nasutus* und *gigas*, als bei *cornutus* die Männchen viel kleiner als die Weibchen sind, die Maximallängen der Männchen noch nicht einmal die Minimallängen der zugehörigen Weibchen erreichen, während bei *Rh. nasutus* und *gigas* die Längenmaße der Männchen in die Variationsbreite der zugehörigen weiblichen Längenmaße fallen (Fig. 4 *a*).

---

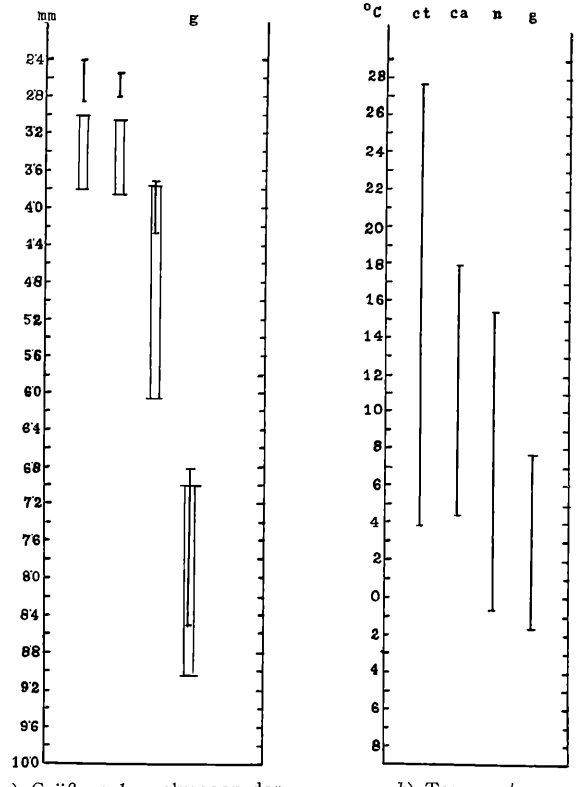
[1] Nach neueren Messungen an Meteormaterial. Für ♂♂ offenbar noch nicht die Maximalgröße.

[2] Dieser gleicht bei den ♀♀ aller Arten schon im IV. Copepodidstadium dem der erwachsenen Form. Dagegen sind die ♂♂ im IV. und V. Copepodidstadium an geringen Unterschieden in der Ausbildung des 5. Fußes bei allen Arten zu unterscheiden, auch bei den beiden formae von *Rh. cornutus*.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Da im allgemeinen kleinere Organismen im warmen Oberflächenwasser der Warmmeere leben, größere in tieferen, kühleren Schichten, werden wir zu der Annahme geführt, daß die kleineren Männchen etwas über den größeren Weibchen schweben. Vertikale Wanderungen, Fortpflanzungstätigkeit u. dgl. werden natürlich das Bild mehr minder trüben. Wenn wir die Frage an den Fängen der Meteorexpedition aus dem Südatlantik, soweit sie bisher sortiert sind und durchgesehen werden konnten, prüfen, müssen wir zunächst

Fig. 4.



a) Größenschwankungen der einzelnen *Rhincalanus*-Arten: |——| = ♂ |═══| = ♀

b) Temperaturschwankungen im Wohnraum der einzelnen *Rhincalanus*-Arten.

ct.. *cornutus* f. *typica*, ca: *cornutus* f. *atlantica*, n: *nasutus*, g: *gigas*,

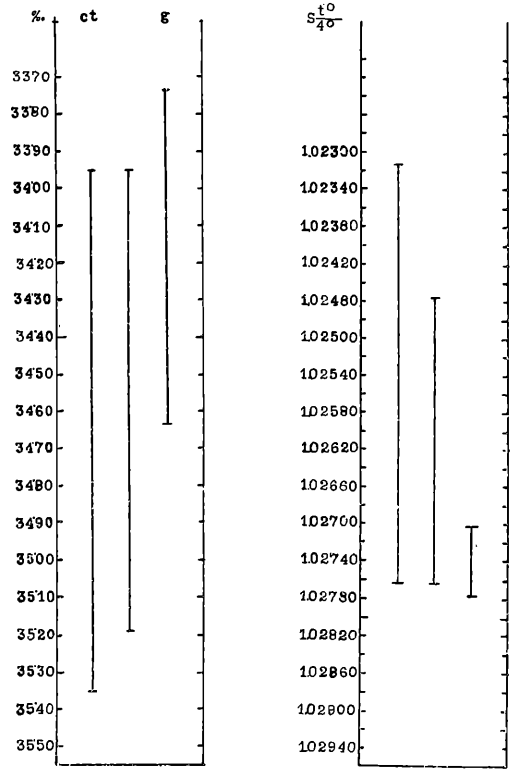
das gefundene Verhältnis der Geschlechter (♂ ♀ = 1 : 8) in Rechnung ziehen und können daher in den einzelnen Tiefenzonen nicht die absoluten Zahlen vergleichen, sondern müssen auch hier uns darauf beschränken, das Verhältnis reifer Geschlechtstiere zueinander zu beachten. Dieses ist nun für *Rh. cornutus* forma *atlantica*:

				♂	♀
0	bis	50 *m*	wie	1	3
50	»	100		1	5
200		400		1	14
400		600		1	44

Unterhalb 600 bis 1000 *m* sind nur noch wenige Tiere, und zwar fast nur Weibchen gefunden worden.

Die Diagramme (Fig. 4 *b* bis *d*) lassen erkennen, daß der große *Rh. gigas* im kalten antarktischen Wasser von relativ

Fig. 4.



c) Salzgehalts-schwankungen

d) Dichte-schwankungen

im Wohnraum der einzelnen *Rhincalanus*-Arten.

ct: *cornutus* f. *typica*, ca: *cornutus* f. *atlantica*, n: *nasutus*, g:

niederem Salzgehalt und hoher Dichte lebt, der mittelgroße *Rh. nasutus* in temperiertem Wasser mit höherem Salzgehalt und geringerer Dichte, der kleinste *Rh. cornutus*[1] endlich im salzreichen Warm-

[1] Über die forma *atlantica* lagen mir zu wenig Daten vor. Alle Zahlen über Körperlänge, Temperatur, Salzgehalt und Dichte sind nur Annäherungswerte, da man auf solche Zusammenhänge bisher noch viel zu wenig geachtet hatte und die hydrographischen Daten der Valdivia-Expedition, auf die ich mich stütze, zu lückenhaft sind.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

wasser von relativ geringer Dichte. Dabei ist das antarktische Wasser, der Wohnraum des *Rh. gigas*, den geringsten Schwankungen bezüglich Temperatur, Salzgehalt und Dichte unterworfen, während *Rh. cornutus* an die größten Milieuschwankungen angepaßt ist. Es genügten aber offenbar diese geringen Änderungen im atlantischen Ozean, um hier eine besondere forma *atlantica* entstehen zu lassen.[1]

Daß Planktonorganismen in so ausgezeichneter Weise selbst auf geringe Milieuunterschiede mit Änderung ihrer Körperdimensionen reagieren, konnte ich schon früher (1923) an der Verbreitung der Hochseearten der sonst neritischen Gattung *Acartia* zeigen.

Von den beiden Planktacartien der Hochsee ist die größere *A. danae* Giesbr. (n. Gianferrari, 1921, 1924) im Atlantik, die kleinere *A. negligens* Dana im wärmeren Indik häufiger und die größere Art wird von der kleineren überlagert. Beide sind Oberflächenformen: *A. negligens* ist etwa in 30 *m* Tiefe am zahlreichsten, *A. danae* etwas tiefer, in etwa 55 *m*. Während der ganzen Valdiviafahrt geht die Größenkurve beider Arten der Dichtekurve des Oberflächenwassers ungefähr parallel. Eine dritte Art, *A.* (*Acartiura*) *clausi* Giesbr. lebt als forma *typica*[2] im kühleren, weniger salzreichen Golfstromwasser in größeren Individuen als im wärmeren, salzreicheren Canarenstrom. Und in dem offenbar den größten Schwankungen unterworfenen pontischen Wasser ist die Größenvariation noch viel bedeutender (Steuer, 1929).

Nun weist Sewell (1929, p. 5) bei seinen dimorphen Arten darauf hin, daß zwei solcher Größengruppen mitunter auch noch in »kleinen Details ihrer Struktur« verschieden sein können. Auch das ist von mir an den beiden Hochsee-Acartien und an *A. clausi* näher untersucht worden. Von den beiden Hochsee-Acartien zeigt die größere *A. danae* am letzten Thoraxsegment jederseits eine Zacke, die der kleineren *A. negligens* fehlt. Bei *A. clausi* nimmt im allgemeinen die Zähnchenzahl an Thorax und Abdomen mit wachsender Körpergröße zu. Während aber, wie wir sahen, die Körpergröße der besprochenen pelagischen Copepoden ziemlich streng milieubedingt ist, sodaß sich die da und dort vorkommenden Größenstufen geradezu aus Temperatur und Salzgehalt einmal werden errechnen lassen, scheint der Wechsel in der Behaarung und Bezahnung mit noch anderen, uns unbekannten Faktoren zusammenzuhängen. So ist, wie wir erfuhren, von *Pleuromamma robusta* die große antarktische Kaltwasserform gerade durch ihre mangelhafte Behaarung ausgezeichnet und auch bei *Rhincalanus* sind die größeren Arten viel ärmlicher bestachelt als die kleinste Art *Rh. cornutus*.

Hatten wir bisher in *Rhincalanus* und *Pleuromamma* Vertreter des Hochseeplanktons betrachtet und in *Acartia* eine ursprünglich

[1] Der Große Ozean ist leider noch viel zu ungenügend erforscht.

[2] Sehr merkwürdig ist die Angabe von Rose (1929), daß die var. *gabonensis* Th. Scott aus dem Golf von Guinea mitten auf der Hochsee, etwa südlich der Azoren, auf der Höhe der Canaren vorkomme.

neritische Gattung besprochen, die nur in wenigen Arten die Hochsee eroberte, so mögen nun die Größenvariationen zweier Gattungen betrachtet werden, die offenbar auf dem Umweg des (temporären) Parasitismus pelagisch geworden sind. Wieder sehen wir [nach den Untersuchungen Lehnhofer's (1926, 1929)], daß bei den Gattungen *Sapphirina* und *Copilia* die Individuen aus dem Indik kleiner sind als ihre Artgenossen aus dem Atlantik. Im übrigen scheint es, als hätten die mehr minder innigen Beziehungen zu den Salpen die Sapphirinen vom umgebenden Wasser unabhängiger gemacht. Nur *S. scarlata* Giesbr. könnte man als vielleicht kälteliebende[1], seltenere Plusvariante von *S. nigromaculata* Claus ansprechen, die selbst »einigermaßen eurytherm« genannt wird und auch relativ weit in die Tiefe geht. Andere Arten, so *S. intestinata* Giesbr. und *maculosa* Giesbr. sind nur nach der Methode der kombinierten Merkmale auseinander zu halten, wieder andere haben sich als Übergangsformen oder Endglieder von Variationsreihen entpuppt und damit wohl ihre Artberechtigung eingebüßt. So setzt sich die Gattung *Sapphirina* aus einer größeren Zahl teilweise wenig scharf charakterisierter Formen zusammen, und es ist uns zur Zeit noch unmöglich, die verschiedene Körperlänge der einzelnen Arten aus dem Milieu heraus zu erklären, in welchem sie leben. Das gilt auch zum Teil für die nächst verwandte Gattung *Copilia*, bei der allerdings bis auf die [bei der größten Art *C. vitrea* (Haeckel) im männlichen Geschlecht noch am wenigsten] reduzierten Mundteile jede Erinnerung an einstigen Parasitismus verlorengegangen zu sein scheint. Von dieser Gattung konnte noch Dahl (1892) behaupten, er hätte unter 1400 Individuen kein einziges gefunden, das er als Übergangsform von einer Art zu einer anderen hätte bezeichnen können. Seither haben sich auch bezüglich dieser Gattung die Anschauungen erheblich geändert.

Was nun die uns hier zunächst interessierende Körpergröße anbelangt, so fällt uns zunächst auf, daß die Weibchen scheinbar regellos um einen Mittelwert pendeln und daß die Männchen mehr [bei *C. vitrea* (Haeckel) und *hendorffi* (Dahl)] oder weniger [bei allen anderen] größer sind als die Weibchen. Dabei finden wir gerade bei den Männchen der beiden eben genannten Arten Maximalzahlen (Fig, 5). Die Größenverhältnisse beider Geschlechter zu einander sind also bei dieser Gattung umgekehrt als bei *Rhincalanus*, wo die Männchen kleiner sind und der Größenunterschied gerade bei der kleinsten Art *Rh. cornutus* am auffallendsten ist. Daraus werden wir weiter auf eine im Verhältnis zu *Rhincalanus* verkehrte Schichtung der beiden Geschlechter schließen dürfen. Tatsächlich scheint es nach den Ergebnissen der Planktonexpedition (Dahl, 1892), als ob die Männchen von *C. mirabilis* Dana und *lata* Giesbr. in größeren Tiefen schweben würden als die Weibchen. Die Fänge der Meteorexpedition ergeben, soweit sie bisher sortiert und bestimmt werden konnten, für die Tiefenausbreitung der beiden

[1] Nach der Valdivia-Expedition besonders häufig im Benguelastrom!

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

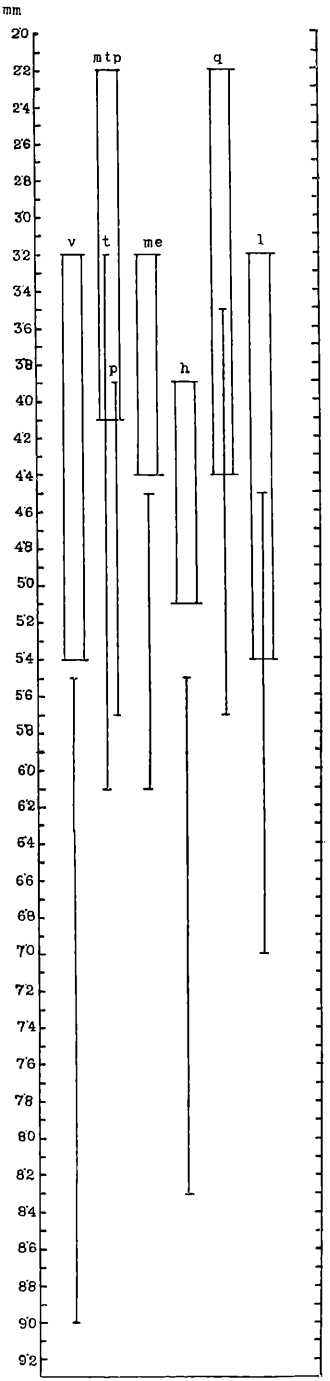


Fig. 5.
Größenschwankungen der einzelnen *Copilia*-Arten:

v = *vitrea*, *mtp* = *mirabilis* f. *typica* u. f. *platyonyx*, *me* = *mediterranea*, *h* = *hendorffi*, *q* = *quadrata*, *l* = *lata*.

Geschlechter der Gattung *Copilia* (ohne Rücksicht auf die Artzugehörigkeit) folgende Zahlen:

m Tiefe		
0 / 100	juv.	27
	♂	21
	♀	21
100 / 400	juv.	1
	♂	5
	♀	2
400 / 600	juv.	0
	♂	1
	♀	0

Es scheinen somit tatsächlich die größeren Männchen in tieferes Wasser hinabzugehen als die kleineren Weibchen. Ferner kommt die größte Art *C. vitrea* (Haeckel) offenbar auch in relativ größeren Tiefen vor (Valdivia: in Schließnetzfängen von 20 bis 600 *m*, Meteor: 50 bis 400 *m*) und auch die bedeutende Körperlänge der *C. hendorffi* (Dahl), namentlich im männlichen Geschlecht, wird verständlich, wenn wir uns vor Augen halten, daß sich diese Art von der kleineren *C. mediterranea* (Claus) der Südhemisphäre abgespalten hat (Steuer, 1907) und nun von etwa 20 bis 40° S als »ausgesprochenste Kühlwasserform« noch dazu in größeren Tiefen zu leben scheint: die Valdiviaexpedition fischte in einem einzigen Schließnetzfang zwei Männchen aus 1000 bis 1700 *m* und von der Meteorexpedition liegen mir bisher nur Weibchen aus einem Vertikalfang aus 1000 *m* vor.

Während *C. vitrea* (Haeckel), *hendorffi* (Dahl) und *mediterranea* (Claus) gut charakterisierbare Arten darstellen, neigen die übrigbleibenden *C. mirabilis* Dana, *quadrata* Dana und *lata* Giesbr. zur Bildung von auf das männliche Geschlecht beschränkten Übergangsformen. Die beiden ersten haben die kleinsten Weibchen und die weiteste Verbreitung; sie sind zugleich wohl die individuenreichsten Arten.

Bei den *C. mirabilis*-Männchen hat sich von einer forma *typica* eine forma *platyonyx* abgespalten, die aber bezüglich ihrer Körpergröße in die Größenamplitude der forma *typica* fällt, mit der sie durch Zwischenformen verbunden ist; auch in ihrer horizontalen und vertikalen Verbreitung lassen sich beide formae vorläufig nicht scheiden. Bezüglich der *quadrata-lata*-Gruppe hat sich ergeben, daß ihre Weibchen »gute Arten« vorstellen, die Männchen aber durch »kontinuierliche Übergangsreihen« miteinander verbunden sind. Ob die größere *C. lata* Giesbr. kühleres, beziehungsweise

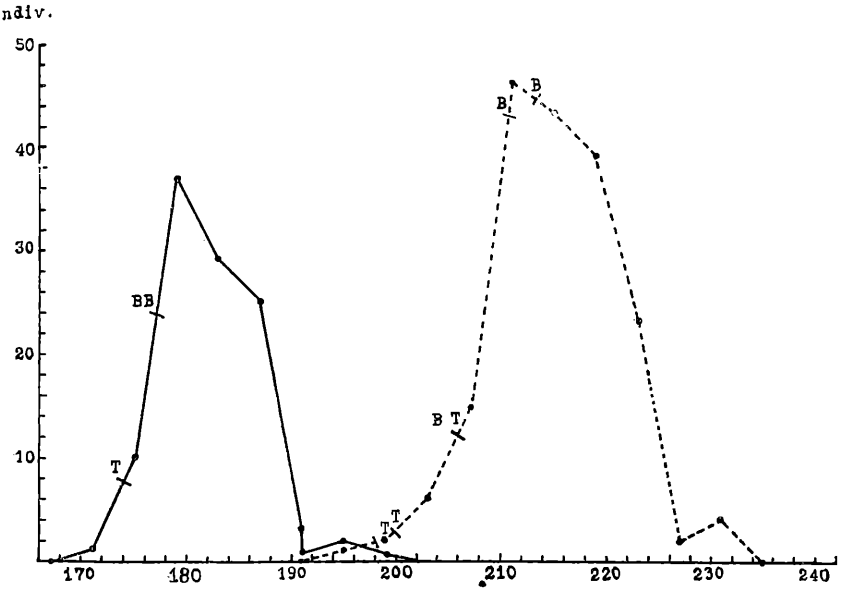


Fig. 6.

Größenkurve von *Pleuromamma borealis* (Dahl) dem Fang 184 $\frac{0\ m}{600\ m}$ (vor der Walfischbucht in Südafrika) der Meteorexpediiion.

——— = ♂ - - - - - - - - = ♀

T = Trematodenlarven
B = Blastodinium

Die mit *T* und *B* bezeichneten Stellen der Kurven geben die Körperlänge der infizierten Copepoden an.

tieferes Wasser bevorzugt, ist noch nicht sichergestellt. Das von Lehnhofer (1926, p. 171) gezeichnete Diagramm spricht eher dafür, daß *C. quadrata* Dana tiefer geht.

Schließlich mögen noch jene Varianten besprochen werden, die wir nicht mehr als normal sondern schon als pathologisch bezeichnen müssen. Was zunächst die Körperlänge anbelangt, so ist es verständlich, daß solche Individuen, die einen Parasiten beherbergen, zu den relativ kleinen Artgenossen des Fanges gehören. An

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

der Größenkurve (Fig. 6) ist der Befall von *Pleuromamma borealis* (Dahl) mit Protozoen (einem vielleicht neuen *Blastodinium*) und appendikulaten Trematodenlarven eingezeichnet: die infizierten Copepoden sind mehr minder klein. Offenbar verursacht der Parasit eine Verkleinerung des Wachstumsfaktors der Wirtstiere und es wird sich vielleicht einmal feststellen lassen, daß die befallenen Copepoden umso kleiner sind, je früher im Verlauf der Metamorphose die Infektion erfolgt ist.

Für das früher (p. 4) genannte abnorme Stadium X ist nach Sewell (1929) neben der Unreife die Ausbildung von Merkmalen des anderen Geschlechtes charakteristisch. Ich nehme an, daß es sich da um Abnormitäten handelt, die als »androgyne Mißbildungen« u. dgl. bei verschiedenen Copepoden wiederholt beschrieben worden sind. Erst kürzlich hat Lehnhofer (1930) ein (auffallend kleines) Männchen von *Sapphirina sali* Farran mit weibchenähnlichem (nicht verbreitertem) Hinterkörper, aber allerdings vermutlich vollentwickelten männlichen Gonaden beschrieben. Die Gurney'sche Deutung dieser Abnormität als frühreifes Entwicklungsstadium wird abgelehnt.

Vielleicht kann bei solchen und anderen Mißbildungen (soweit sie nicht auf Regeneration nach zufälligen Verletzungen zurückzuführen sind) etwas zu ihrer Aufklärung beigetragen werden, wenn wir abermals das Milieu berücksichtigen, in dem sie gelebt haben.

Schon Früchtl war es (1924, p. 11) aufgefallen, daß gewisse »eigenartige Fälle von Furkamißbildungen[1] .nur im tropischen Indik und Pazifik in oft eng umschriebenen Bezirken der Küstenzone. angetroffen wurden.« Gerade das Plankton der tropischen Küstenzone wird in der Nähe von Flußmündungen die bedeutendsten Salzgehaltsschwankungen in allmählichem oder unvermitteltem Übergang vom Optimum zum Pejus ertragen müssen. Auf Milieuänderungen antworten die Organismen zunächst mit Variabilität und Artenspaltung, die aber schließlich im Pessimum zur Ausbildung von allerhand Abnormitäten ausarten dürften. Ein derartiges Pessimum aber stellen wohl ganz allgemein die Verbreitungsgrenzen der einzelnen Arten in horizontaler wie in vertikaler Richtung dar.

Wenn wir nun nach solchen Gesichtspunkten die Fundstellen von Mißbildungen bei Sapphirinen z. B. nach der von Lehnhofer (1930) gegebenen Zusammenstellung durchsehen, ergibt sich folgendes: die eben genannte Mißbildung des *Sapphirina sali*-Männchens stammt aus der Westwindtrift, also vom Südrand des Verbreitungsgebietes der Art. Von derselben Station 173 der Valdiviaexpedition wird bei einem anderen Tier derselben Art eine Anomalie eines Schwimmbeines (überzählige Borste) angegeben. Eine ähnliche Anomalie zeigt ein Weibchen von *S. bicuspidata* Giesbr. aus dem Canarenstrom, d. i. vom Nordrand des Verbreitungsgebietes. Auch

[1] Derartige Mißbildungen sind wiederholt als besondere Arten oder Varietäten beschrieben worden.

verschiedene Mißbildungen, die ich a. a. O. von den *Pleuromamma*-Arten beschreiben werde, erscheinen vielfach an solchen Individuen, die offenbar im Pessimum gelebt hatten.

Zusammenfassung.

Mit Gurney und Ramner bin ich der Ansicht, daß die Brooks'sche Regel in der ihr von Fowler gegebenen Fassung nicht weiter beibehalten werden kann. Bei *Rhincalanus cornutus* (Dana) ist das männliche Reifestadium sogar kürzer als das vorhergehende 5. Copepodidstadium. Während ältere Autoren die einzelnen Arten der freilebenden Copepoden für scharf umgrenzt hielten, sieht sich die moderne Systematik in immer zahlreicheren Fällen gezwungen, einerseits Varietäten, Rassen und Formenkreise aufzustellen, andrerseits Arten zusammen zu ziehen, die, wie sich bei sorgfältigerem Studium ergab, durch Übergänge mit einander verbunden sind. Als Beispiel werden die formae und subformae einzelner Arten der Gattung *Pleuromamma* kurz charakterisiert. An diesen und noch klarer an den Vertretern der Gattung *Rhincalanus* sowie an den Hochseearten der Gattung *Acartia* kann gezeigt werden, daß die verschiedenen Körperlängen streng milieubedingt sind, daß z. B. jede der *Rhincalanus*-Arten an Wasser von ganz bestimmten Temperatur-, Salzgehalt- und Dichtestufen angepaßt ist, daß die einzelnen Individuen einer Art im Indik durchschnittlich kleiner sind als im Atlantik. Sogar verschieden große Geschlechtstiere einer Art kommen ihrer Größe entsprechend etwas über einander geschichtet vor, z. B. kleinere Männchen über größeren Weibchen oder kleinere Weibchen über größeren Männchen. Nur bei den auf dem Umwege des temporären Parasitismus hochpelagisch gewordenen Gattungen *Sapphirina* und *Copilia* versagt in manchen Fällen vorläufig noch jede auf diese Art versuchte Erklärung der verschiedenen vorkommenden Größenstufen.

Es kann ferner vorkommen, daß die Geschlechtstiere einzelner Rassen jugendlich, frühreif aussehen [so *Pleuromamma gracilis* (Cls.) forma *typica* und *Pleuromamma abdominalis* (Lubb.) forma *abyssalis*] oder dem anderen Geschlecht äußerlich ähnlicher werden. Diese Tatsache wurde seit Herrick (1883) so gedeutet, als kämen innerhalb derselben Population durch abnormen Ablauf der Metamorphose solche dimorphe Geschlechtsformen zustande, indem Copepodidstadien ausfallen oder um ein weiteres siebentes vermehrt werden. Diese zuerst als *Heterogenesis* beschriebenen Deutungen führten schließlich in Labbé's *Alloiogenesis*-Lehre zu der Annahme, daß sogar verschiedene Gattungen in relativ rasch aufeinanderfolgenden Zwischenstufen ineinanderfließen können, eine Annahme, die abgelehnt wurde. Die dimorphen Geschlechtsformen wurden als V. und VI. oder als VI. und (ein überzähliges) VII. Copepodidstadium gedeutet. Es wurde angenommen, daß mit ihnen jeweils

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

die individuelle Entwicklung beendet wird, oder daß sich ein erstes Reifestadium nach abermaliger Häutung in ein zweites Reifestadium verwandelt. Mit Recht weist Sewell (1929) auf die Notwendigkeit gewissenhafter Zuchtversuche hin. Wo immer bisher freilebende Copepoden gezüchtet und die einzelnen Stadien genau untersucht, ihre Zahl nicht nur aus Messungen erschlossen wurde, konnten sechs Copepodidstadien (das letzte als Reifestadium) festgestellt werden — nicht mehr und nicht weniger. Es erscheint mir die Deutung richtiger und einfacher, dimorphe Geschlechtstiere einer Art als Vertreter zweier Rassen aufzufassen; zu den Unterschieden der Körpergröße pflegen sich ja, wenn auch meist nur geringfügige, morphologische Unterschiede zu gesellen, und diese Unterschiede lassen sich in manchen Fällen ebenfalls als milieubedingt deuten. Natürlich reagieren die einzelnen Arten auf Milieuänderungen sehr verschieden; bald nur in einem Geschlecht, bald in beiden, entweder nur mit Längenunterschieden oder außerdem mit Änderungen der äußeren Form (Stachelbildung, Behaarung) oder mit Änderungen im Ablauf des Lebenszyklus, wie das z. B. erst kürzlich für den grönländischen *Calanus finmarchicus* (Gunn.) von Störmer (1929) nachgewiesen werden konnte.

Als pathologische Variante wird der Zwergwuchs mit Endoparasiten (Blastodinium, Trematodenlarven z. B.) infizierter Copepoden bezeichnet, sowie das sogenannte Stadium X in dem von Sewell kürzlich (1929) aufgestellten Entwicklungsschema. Es handelt sich da offenbar um Abnormitäten, die als androgyne Mißbildungen u. dgl. wiederholt schon bei verschiedenen Copepoden beschrieben worden sind. Mißbildungen entstehen, wie an Beispielen gezeigt werden kann, vermutlich im Pessimum, an den Verbreitungsgrenzen der einzelnen Arten.

Literaturverzeichnis.

1920, Adler, G. et Jespersen P., Variations saisonnières chez quelques Copépodes planctoniques marins. In: Medd. Komm. Havunders. Serie: Plankton 2.

1926—1927. Brehm V., Copepoda. In: Handbuch der Zoologie, 31.

1928. — Ref. über Gurney, 1927. In: Int. Rev. Hydrob., 20, p. 365.

1886. Brooks, W. K., Report on the Stomatopoda..... In: Report on the Challenger, Zoology, 16.

1921. Busch W., Biologische Untersuchungen über die Copepoden der Kieler Förde. In: Arch. f. Naturg., 87. A_2.

1903. Byrnes E. F., Heteregeny and Variation in some of the Copepoda of Long Island. In: Biol. Bulletin, 5.

1892. Dahl Fr., Die Gattung *Copilia* (*Sapphirinella*). In: Zool. Jahrb. Abtlg. Syst. 6.

1901. De Vries H., Die Mutationstheorie, I., Leipzig, Veit & Co.

1926. Farran G. P., Biscayan Plankton... 14. The Copepoda. In: Linn. Soc. Journ. Zoology, 36.

1929. — Crustacea. Part. X. — Copepoda. In: British Antarctic (»Terra Nova«)-Expedition, 1910, Natural History, Rep. Zool., 8_3.

1909. Fowler G. H., Biscayan Plankton collected during a cruise of H. M. S. »Research«, 1900, Part 12. The Ostracoda. In: Trans. Linn. Soc., London, 1, 10_9. (2. Serie Zoology).

1923. Früchtl F., Notizen über die Variabilität nordadriatischer Planktoncopepoden. In: Verh. Zool. bot. Ges., Wien, 73.

1924. — Die Cladoceren- und Copepodenfauna des Aru-Archipels. In: Arb. Zool. Inst., Innsbruck, 2.

1921. Gianferrari L., Le Acartie della Sped. »Valdivia«. In: Rivista Sc. Nat. »Natura«, 12.

1924. — Die Acartien der Deutschen Tiefsee-Expedition. In: Arb. Zool. Inst., Innsbruck, 1.

1892. Giesbrecht W., Copepoda. In: Fauna und Flora des Golfes v. Neapel, 19.

1910. — Stomatopoden. In: Fauna und Flora des Golfes v. Neapel, 33.

1913. — Crustacea. In: Handbuch d. Morphologie, 4.

1998. — und Schmeil O., Copepoda I. Gymnoplea. In: Das Tierreich, Lfg. 6, Crustacea.

1902. Gran H. H., Das Plankton des Norwegischen Nordmeeres. In: Rep. Norw. Fish. and Marine-Invest., 2.

1927. Gurney R., Prof. Labbé's Copepod »allomorphs«. In: Nature. (Vgl. Ref. in Int. Rev. Hydrob., 20, 1928, p. 365).

1929. — Dimorphism and rate of growth in Copepoda. In: Int. Rev. Hydrobiol., 21.

1883. Herrick C. L., Heterogenesis in the Copepod Crustacea. In: Amer. Natural, 17, p. 208. (Ref. Neapl. Zool. Ber., 1883).

1929. Kiefer F., *Cyclopoida Gnathostoma*. In: Das Tierreich., Lfrg. 53. *Crustacea Copepoda*.

1929. Labbè A., Contributions a l'étude de l'allélogenèse. 4e mémoire: L'histoire naturelle de »Paracartia grani« G. O. Sars. In: Bull. Biol. Fran. Belg., 63_4.

1926. Lehnhofer K., Copepoda: *Copilia* Dana 1849 d. D. Tiefsee-Exped. In: Wiss. Erg. d. Deutsch. Tiefsee-Exped., 23_3.

1929. — Copepoda 5: *Sapphirina* J. V. Thompson 1829 d. D. Tiefsee-Exped. In: Wiss. Erg. d. Deutsch. Tiefsee-Exped., 22_5.

1930. — Über Mißbildungen bei *Sapphirina*-Arten. In: Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. in Wien, Abt. I, 139. Bd., 8. bis 10. Heft.

1908. Lohmann H., Untersuchungen zur Feststellung des vollständigen Gehaltes des Meeres an Plankton. In: Wiss. Meeresunters., Abt. Kiel. N. F. 10.

1929. Lowndes, A. G., The result of breeding experiments and other observations on *Cyclops vernalis* Fischer and *Cyclops robustus* G. O. Sars. In: Int. Rev. Hydrobiol., 21.

1902. Mrázek Al., Arktische Copepoden. In: Fauna Arctica, 2_3.

1923. Murphy H., The life cycle of Oithona nana, reared experimentally. In: Univ. Calif. Publ. Zool. 22_{13}.

1905. Oberg M., Die Metamorphose der Plankton-Copepoden. In: Wiss. Meeresunters., Abt. Kiel, N. F. 9.

1909. Ostenfeld C. H. und Wesenberg-Lund, Catalogue des espèces de.... plankton... In: Publications de circonstance, 48.

1927. Pesta O., Copepoda non parasitica. In: Die Tierwelt der Nord- und Ostsee, $10\,c_1$.

1930. Ramner W.. Über die Gültigkeit des Brooks'schen Wachstumsgesetzes bei den Cladoceren. In: Wilh. Roux' Arch. f. Entwicklungsmech. d. Org., 121, 1/2.

1929. Rose M., Copépodes pélagiques part. de surface. In: Résult. Camp. Monaco, Sc., 78.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

1928. Russell F. S., The vertical distribution of marine macroplankton VII. Observations on the behaviour of *Calanus finmarchicus*. In: Journ. Mar. Biol. Ass. U. Kingd., 15_2.

1929. Ruud. J. T., On the biology of Copepods off Möre 1925—1927. In: Cons. perm. intern. pour l'expl. de la mer. (Sep. ohne Jahresz.).

1927. Rzóska J., Einige Beobachtungen über temporale Größenvariation bei Copepoden und einige andere Fragen ihrer Biologie. In: Int. Rev. Hydrobiol., 17.

1916. Schmaus H. P., Die *Rhincalanus*-Arten, ihre Systematik, Entwicklung und Verbreitung. In: Zool. Anz., 48.

1927. — und Lehnhofer K., Copepoda 4: *Rhincalanus* Dana 1852 der Deutsch. Tiefsee-Exped. In: Wiss. Erg. d. Deutsch. Tiefsee-Exped., 23_8.

1912. Scott Th., The Entomostraca of the Scottish National Antarctic Expedition. In: Trans. Roy. Soc. Edinbg., 48_{III}.

1912. Sewell R. B. S., Notes on the surface-living Copepoda of the Bay of Bengal. In: Rec. Ind. Museum, 7_4.

1929. — The Copepoda of Indian Sea. In: Mem. Ind. Museum, 10.

1920. Skogsberg T., Studies on marine Ostracods I. In: Zool. Bidrag fr. Upsala, Suppl. Bd. 1. (Ref. Int. Rev., 10, 1922, p. 527).

1929. Sømme J. D., Lengdevariationer hos *Calanus hyperboreus*. Rep. 18. Scand. Naturalist Congress Copenhagen.

1922. Spandl H., Zur Artberechtigung von *Cyclops clausii* Heller. In: Zool Anz., 54, p. 273.

1926. — Copepoda. In: Biologie der Tiere Deutschlands, Lfg. 19, T. 15.

1907. Steuer Ad., Copepoden der Valdiviaexpedition (zweiter Beitrag). In: Zool. Anz., 31_{26}.

1923. — Bausteine zu einer Monographie der Copepodengattung Acartia. In: Arb. Zool. Inst. Univ. Innsbruck, 1, 1924.

1925. — Rassenbildung bei einem marinen Planktoncopepoden. In: Zeitschr. f. wiss. Zool., 125.

1929. — Die Arten der Copepodengattung Acartia der mediterr. Provinz. In: Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. in Wien, 138.

1931. — Neuere Arbeiten über atlantisches Hochseeleben. In Druck.

1929. Störmer L., Copepods from the »Michael Sars« Expedition 1924. In: Rapp. Cons. Explor. Mer. Copenh., 56 (Sonderabdr. ohne Jahreszahl!).